

Algunos aspectos de anatomía foliar comparada de dos especies de Bromeliaceae (*Aechmea mexicana* Baker y *Hechtia glomerata* Zucc.)*

por

Eugenia M. Flores**

(Recibido para su publicación el 25 de junio de 1974)

ABSTRACT: The leaf anatomy of two Bromeliaceae, *Hechtia glomerata* Zucc., a terrestrial xerophyte of arid zones, and *Aechmea mexicana* Baker, a tropical moist forest epiphyte, is compared; these species show adaptations to different extremes of adverse environmental conditions as to water uptake. The leaves of *A. mexicana* have more water storage tissue than those of *H. glomerata*; on the other hand, *H. glomerata* is capable of root absorption. In *A. mexicana*, modified nonfunctional stomata increase transpiration resistance. Also, this species shows more specialized foliar trichomes which permit the uptake of water and possibly of nutrients. The balance between transpiration and absorption rates is regulated in both species by the combined presence of peltate scales and stomata. The degree of adaptation to drought presented by epiphytic species is more complicated than that shown by terrestrial species. Epiphytic plants like *A. mexicana* may be derived from xerophytic species that have undergone readaptation to a humid climate. The conspicuous negative geotropism in the leaves of *A. mexicana* causes the formation of basal deposits of water, which play an important functional role in survival.

La anatomía foliar de las bromeliáceas mereció la atención de muchos investigadores como ANDRE (1), BEER (3), CHEVALIER (8), DUVAL (9), KOCK (13), MEZ (16), ROBINSON (22), SOLEREDER y MEYER (28) y TOMLINSON (30). La mayoría de estos estudios describen las estructuras, sin establecer relación con la ecología de las plantas. Entre los trabajos anatómico-ecológicos realizados cabe destacar el de SCHIMPER (26), quien relacionó la economía del

* Este artículo es parte de la tesis presentada a la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito para optar al título de Licenciada en Biología.

** Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Dirección actual: Department of Biological Sciences, University of California, Santa Barbara, California 93106, EE. UU.

agua con el epifitismo, y la tesis de PICADO (19) sobre bromeliáceas de Costa Rica, en la cual se buscó la relación entre los depósitos de agua de las bases foliares y la nutrición mineral y entre la producción de mucílago en las hojas y la presencia de enzimas digestivas. TOMLINSON (30) brindó el mejor estudio moderno sobre anatomía de las bromeliáceas y estableció ciertas relaciones entre las estructuras y la ecología de las plantas. Pocos trabajos hay referentes a bromeliáceas xerófitas. TIETZE (29) estableció cuatro grupos de bromeliáceas basados en la estructura de la escama y el habitáculo en general. Su primer grupo corresponde a xerófitas terrestres que absorben agua por las raíces, con escamas no especializadas y asociadas con los estomas para reducir la transpiración. La segunda y tercera categorías incluyen otras formas más especializadas pero intermedias entre las xerófitas y las epífitas extremas más avanzadas como *Tillandsia*, a las que Tietze colocó en la cuarta categoría. PITTENDRIGH (21) consideró más tipos que Tietze en las bromeliáceas de Trinidad. Dichas categorías no parecen corresponder a la evidencia anatómica en todos los casos (30) y es de desear una investigación más detallada.

MATERIAL Y METODOS

Los materiales utilizados en este estudio proceden de plantas bien desarrolladas de las siguientes especies: *Hechtia glomerata* Zucc., xerófito en regiones áridas o semiáridas y *Aechmea mexicana* Baker, epífita en la selva tropical húmeda. La primera fue colectada entre Tula y Bustamante, Estado de Tamaulipas, México y la segunda cerca de Tamazunchales, Estado de San Luis Potosí, México. Se usó, además, ejemplares del Jardín Botánico Exterior de la Universidad Nacional Autónoma de México para comparar estructuras entre las plantas nativas y las aclimatadas en el Jardín.

Se cortó las hojas desde la base y se las dividió en tres secciones: parte basal o proximal, parte media y parte superior o terminal. Cada sección se cortó en pequeños segmentos numerados. Después de fijado en Bouin o FAA el material fue deshidratado en series de alcohol butílico terciario e infiltrado con parafina. Los bloques fueron seccionados a 8 ó 10 μm y teñidas las secciones con safranina y verde fijo o safranina, eosina y verde fijo. También se hizo cortes de 15 a 20 μm con micrótomos de congelación de material fresco y preservado. La determinación de mucílago y gomas se efectuó con acetato de plomo y rojo congo o acetato de plomo y rojo de rutenio.

El estudio de la epidermis requirió además el empleo de técnicas de maceración. Se usó ácido crómico y ácido nítrico o ácido nítrico y clorato de potasio. En algunos casos se colocó una capa de barniz o goma sobre la epidermis para observar los tricomas y despejar los estomas. Una segunda capa de barniz reveló la forma y distribución de células y estomas en la epidermis. Las capas de barniz se desprendieron al secar y se les observó al microscopio.

Del material procesado se tomó fotografías y se hizo dibujos.

RESULTADOS

Hechtia glomerata: La superficie adaxial es uniforme, sin diferenciación en zonas costales e intercostales. Algunas escamas peltadas, distribuidas al azar, concurren en pequeñas depresiones y aumentan en número hacia la base. Bandas costales prominentes, separadas entre sí por hendiduras intercostales, que incluyen escamas y estomas distribuidos en forma irregular o alterna, caracterizan la superficie abaxial. Los estomas aumentan en número de la base hacia la parte superior de la hoja, en tanto que sucede lo inverso con las escamas. Externamente se observa, especialmente en el envés, unas depresiones en la superficie que semejan el margen espinoso vuelto hacia adentro y que corresponden a la impresión de las hojas que apretaban contra ella en la yema.

El grosor de la hoja en la parte media es de 2240 a 2250 μm , adelgazándose hacia el extremo superior.

Los aguijones de los márgenes están distribuidos con regularidad, son de buen tamaño y se curvan hacia arriba en el extremo distal. Su color y talla decrecen hacia la base. Son multicelulares y están bien cubiertos por una gruesa capa de cutícula. Básicamente están constituidos por esclereidas que se alargan hacia la punta. En la parte más ancha del aguijón, células cargadas de taninos, situadas bajo las esclereidas, le dan tonalidad oscura a la punta del aguijón.

La cutícula cubre la superficie de la hoja en forma continua y se interrumpe sólo en la base de las escamas y en los estomas. Adaxialmente, su grosor oscila entre 14 y 16 μm , aumentando en los márgenes hasta 19 μm . En el envés, el grosor aumenta a 18 ó 20 μm . En las depresiones de los tricomas, la cutícula penetra formando una gruesa placa que termina en las células que rodean la base de la escama. Externamente, la cutícula muestra una capa de cutina y cera epicuticular. La capa subsuperficial es rica en cera. También contiene suberina, la cual tiñe casi del mismo color que la cutina, siendo imposible diferenciarlas en muchos casos.

La epidermis adaxial está constituida por células alargadas, irregulares, más o menos rectangulares, aplastadas, de paredes sinuosas. La superficie está bien cuticularizada y las paredes anticlinales muestran alguna cutinización. Las células se observan bastante separadas debido al ancho de sus paredes, engrosadas por la deposición de cutina y estratos celulósicos. Su tamaño oscila entre 20 y 26 μm de largo por 14 ó 15 μm de ancho. Su citoplasma se concentra en la parte inferior y el núcleo, de gran tamaño, ocupa en general una posición central.

La epidermis abaxial presenta el mismo tipo de células que la haz, pero las paredes anticlinales de las células son más delgadas en las zonas intercostales. En dichas zonas, la capa de estas células se interrumpe de continuo para dar lugar a los estomas y a las escamas (Fig. 1, A y D).

Los tricomas son escamas peltadas de gran tamaño, distribuidas irregularmente en la superficie abaxial, donde alternan con los estomas sin seguir un orden definido. En la parte superior de la haz hay 3 ó 4 tricomas por milímetro cuadrado y hasta 7 en la parte inferior (Cuadro 1). En el envés, hacia la base,

hay 25 ó 26 escamas por milímetro cuadrado, disminuyendo hacia la parte superior en donde la densidad por milímetro cuadrado es de 20 a 21. Se observa que la densidad de las escamas aumenta hacia la base en las dos superficies foliares.

Cada escama está constituida por una cúpula o cabeza, un tallo o pedúnculo y una base. La cúpula es multicelular y consta de una capa central de 4 células, una capa pericentral de 10 células, una subperiférica de 18 y dos periféricas (interna y externa) formadas por gran número de células, siendo mayor el número en la capa periférica externa (Fig. 1E).

En la haz y el envés la cabeza del tricoma alcanza un diámetro de 36 a 40 μm . Las células del tallo son alargadas y éste alcanza una longitud de 58 a 60 μm en condiciones de turgencia celular, permitiendo a la cúpula salir de la depresión intercostal y extenderse, cubriendo así los estomas por completo, pues las capas periféricas reposan en general sobre las células epidérmicas de las costillas (Fig. 1F). El déficit de agua en los tejidos produce la contracción de las células del tallo; la cúpula reposa entonces sobre las costillas sin dejar espacios libres. La alta densidad de escamas por área en la superficie abaxial conduce a la yuxtaposición de cúpulas en los extremos, lo que permite verlas al estereoscopio como bandas gris claro, casi blancas, alternando con zonas verdes que representan las costillas. En la haz, las escamas cubren bien la pequeña depresión en que están incluidas.

Los estomas en esta especie presentan una estructura bastante especializada. Se localizan en las zonas intercostales del envés, en donde alternan con las escamas. Cada escama cubre de 3 a 5 estomas. Un conteo en 50 campos de microscopio mostró que en la parte superior del envés, la relación estoma-tricoma es de 6.0:1, y en la parte inferior de 1.4:1. En la parte superior del envés la densidad de estomas es de 28 por milímetro cuadrado, mientras que en la parte superior este promedio se eleva a 120 estomas por milímetro cuadrado.

Las células oclusivas, con cloroplastos y muy cuticularizadas, tienen una longitud de 24 a 26 μm en corte longitudinal. Presentan un ancho borde de cutícula exterior que reduce la cavidad frontal situada encima del poro del estoma. La pared que limita el ostiolo está muy engrosada. Cuatro células acompañantes, con cloroplastos y núcleos bien visibles, se encuentran rodeando las guardianas; 2 son laterales angostas y 2 terminales cortas. Las células de la cripta estomática revelan cuticularización. Cuatro células vecinas difieren de las epidérmicas normales por su desarrollo especial en relación con las acompañantes. Las células acompañantes terminales y las vecinas a menudo poseen cuerpos silíceos. El alargamiento pronunciado de las células acompañantes causa la curvatura y elevación de las células guardianas sobre el nivel de las epidérmicas circundantes (Fig. 1A, B, C, D).

La diferencia de nivel que existe entre la cúspide de la costilla y la depresión intercostal que incluye los estomas es de 70 a 72 μm . Las dimensiones de la cripta estomática, en corte transversal, son en promedio de 51 μm de alto por 27 μm de ancho. Con frecuencia se presentan 2 o más estomas en el

mismo plano a lo largo o a lo ancho de la zona intercostal. Los cortes efectuados revelan cámaras estomáticas unidas, formando un canal intercelular limitado por las células del mesofilo (Fig. 1C).

Debajo de la epidermis, en las dos superficies, se observa una hipodermis bien definida, compuesta por esclereidas de paredes muy gruesas en las capas externas. En la parte superior o adaxial, las capas internas de dicha hipodermis son parenquimatosas, de células con paredes delgadas, que constituyen una banda ancha de parénquima acuífero, que continúa casi hasta la parte media de la hoja. Luego aparecen 2 ó 3 capas de células parenquimáticas más pequeñas, seguidas por los haces vasculares, los que se encuentran desplazados hacia el envés, alternando con zonas de aerénquima. Este último tejido está rodeado de parénquima intercostal que se extiende hacia la vaina esclerenquimatososa de los haces vecinos. Continuando hacia el envés, de nuevo se observa parénquima seguido por la hipodermis esclerótica abaxial. Esta capa esclerenquimática del envés aumenta de grosor en la cúspide de las costillas y se interrumpe constantemente en las depresiones intercostales, debido a la presencia de las bases de los tricomas y de las cámaras estomáticas. Las células esclerenquimatosas intercostales son más cortas, de paredes menos gruesas y de forma casi cuboide (Fig. 2G).

En la haz y el envés, la hipodermis esclerenquimática se prolonga dentro de los agujones, alargándose las células y haciéndose más angostas. Las células esclerenquimáticas adaxiales son de 22 μm de ancho y 14 μm de alto en corte transversal. El promedio calculado en las esclereidas de las costillas (cara abaxial) es de 20 μm de ancho por 48 μm de alto. En las zonas intercostales miden en promedio 16 μm de ancho por 20 μm de alto.

El parénquima acuífero está constituido por las capas internas de la hipodermis adaxial y ocupa una banda de 1120 μm de ancho (corte transversal) lo que representa la mitad del grosor de la hoja. Se extiende desde la capa esclerenquimática adaxial hasta las 2 ó 3 filas de parénquima regular que circundan los haces. Las células son alargadas, de forma hexagonal (en corte transversal), con paredes primarias muy delgadas y sinuosas, teniendo las anticlinales aspecto corrugado, posiblemente debido a las dilataciones y encogimientos que sufren las células de acuerdo con su contenido de agua (Fig. 1G). La función de estas células es servir de depósito interno de agua (LINSBAUER, 14).

El clorénquima está delimitado por las capas hipodérmicas y no muestra diferenciación de empalizada. Estas células de parénquima poseen pocos cloroplastos, no bien definidos. Sin embargo las bandas intercostales de clorénquima que rodean las vainas escleróticas de los haces muestran una mayor incidencia de cloroplastos. Las células son isodiamétricas en corte transversal.

El aerénquima ocupa los espacios comprendidos entre los haces vasculares y está rodeado lateralmente por el clorénquima intercostal. Abarca un área de 700 a 720 μm de largo por 160 μm de ancho (corte transversal). Está constituido por células estrelladas grandes, de pared delgada, muy vacuoladas y llenas de inclusiones (Fig. 1H). Estas células se rompen con facilidad. En el envés se localiza una capa angosta de clorénquima, continua pero no bien definida (Fig. 2G).

La distancia promedio entre haz y haz es de 820 μm . Esta zona está ocupada por clorénquima intercostal y aerénquima. Los haces siguen una secuencia definida: haz mayor, 2 haces menores, haz mayor. Hacia los márgenes esta distribución sufre alteraciones y en ocasiones aparecen 3 haces pequeños consecutivos o solamente se evidencia uno. También hacia el margen se efectúa reducción de talla en los haces.

Los haces ocupan posición intercostal. El ordenamiento de tejidos dentro de la hoja, en corte transversal, muestra la siguiente disposición: haz mayor, clorénquima intercostal, aerénquima, clorénquima intercostal, haz menor, clorénquima intercostal, aerénquima, clorénquima intercostal, haz mayor (Fig. 2G). Los haces se encuentran rodeados por una vaina fibrosa de células hexagonales (corte transversal), que probablemente deriva del procambium. La capa que rodea al haz está compuesta de células de mayor talla, paredes más gruesas y más lignificadas que las células de las prolongaciones de la vaina hacia las superficies adaxial y abaxial. La prolongación de la vaina en sentido abaxial alcanza a formar una masa de 320 a 340 μm de largo por 40 a 48 μm de ancho en los haces mayores y de 500 a 520 μm de largo por 28 a 32 μm de ancho en los haces menores. La prolongación en sentido adaxial es de dimensiones más reducidas, alcanzando a medir de 74 a 80 μm de ancho por 76 a 80 μm de alto en los haces mayores y 70 a 72 μm de alto por 50 a 52 μm en los haces menores.

El xilema consta de 4 ó 5 elementos traqueales que muestran espesamientos secundarios de tipo helicoidal. El metaxilema muestra 2 elementos anchos, y 2 ó 3 angostos el protoxilema. El parénquima xilemático está formado por células redondeadas de talla pequeña. Los elementos del floema son muy pequeños y no distinguibles con frecuencia. Separando el floema y el xilema aparecen 2 capas de células esclerenquimáticas, en proceso de lignificación según la madurez de la hoja. En algunas hojas jóvenes se logró apreciar procambium.

Aechmea mexicana: Las hojas son muy largas, de aguijones marginales finos, punzantes, multicelulares y de punta recurvada. El grosor de la hoja en la parte media es de 670 a 700 μm , adelgazándose hacia los márgenes y el extremo distal. La lámina se decolora hacia la base, adquiriendo un color amarillento.

La epidermis abaxial es irregular, con bandas costales e intercostales menos conspicuas que en *H. glomerata*. La parte basal no tiene distribución definida de zonas de estomas y tricomas, diferenciándose éstas hacia la parte superior o terminal. Hacia el extremo terminal los estomas y tricomas se disponen en zonas intercostales al azar. Adaxialmente los tricomas se alojan en pequeñas depresiones distribuidas irregularmente. En esta especie no hay estrecha correspondencia entre haces vasculares y zonas intercostales; la posición de los haces es más costal (Fig. 2H).

La cutícula es continua en toda la superficie de la lámina de la hoja, pero no es uniforme, presentando estrías en ciertos lugares. Se interrumpe en los poros estomáticos y en la base de los tricomas. En las dos superficies foliares el grosor cuticular promedio es 5 μm . Alrededor de los tricomas aumenta

su grosor y alcanza hasta 12 μm . La capa subsuperficial es rica en cera. Esta sustancia también fue registrada en la zona epicuticular. En las células costales próximas a las depresiones intercostales que incluyen los estomas, la cutícula forma salientes cuticulares anchos. En algunos casos, la cutícula no se interrumpe en los poros estomáticos y obstruye dicha apertura, convirtiendo el estoma en una estructura no funcional.

La epidermis abaxial y la adaxial presentan el mismo tipo de células, pero las paredes anticlinales de las células son más delgadas en las zonas intercostales de la superficie abaxial (Fig. 2A). Se observa algunos ectodesmos en las paredes externas de las células epidérmicas en ambas superficies, en especial, alrededor de los tricomas.

Los tricomas son grandes escamas peltadas, de distribución profusa e irregular adaxialmente, cuya densidad aumenta hacia la base foliar. En la parte inferior de la haz hay 64 tricomas por milímetro cuadrado y 22 escamas por milímetro cuadrado en la parte superior. Los tricomas de la parte basal de la haz están constituidos por una cúpula o cabeza multicelular, un tallo y una base o pie. La cabeza consta de una capa central de una célula, rodeada por 7 u 8 que constituyen la segunda capa. Una tercera capa (subperiférica) de más de 20 células es a la vez circundada por la capa externa (periférica) que consta de muchas células. Las divisiones celulares que produjeron esta compleja capa externa se llevaron a cabo a diferentes niveles (planos) y produjeron un conjunto de células de diferente talla, cuyo número es muy difícil de precisar. El diámetro de la cabeza es de 170 a 182 μm (Fig. 2C). El tallo está formado por 4 células que elevan la cúpula sobre la depresión, de manera que ésta descansa en gran parte sobre la epidermis. Algunos ectodesmos están asociados a las paredes externas. Su longitud regular es 20 a 22 μm (Fig. 2C). La base o pie consta de células con plasmodesmos muy visibles que las conectan con las células parenquimáticas situadas bajo ellas. Por lo general, el nivel del agua contenida entre las hojas llega casi a la mitad de la longitud de la hoja, coincidiendo con la distribución de este tipo tricoma. Su sensibilidad a cambios de contenido hídrico en las hojas es semejante al descrito en *H. glomerata*. En condiciones de turgencia la cúpula adopta forma de sombrilla invertida (Fig. 2C).

Los tricomas de la parte superior de la haz actúan en forma semejante y difieren estructuralmente en que las células de la base no muestran plasmodesmos conspicuos. Además, la cúpula tiene un diámetro más reducido que alcanza 160 a 172 μm .

El envés de la hoja, en la parte basal, muestra tricomas iguales a los de la zona proximal adaxial, pero carentes de bordes recurvados. Su cúpula alcanza 220 μm de diámetro. Su densidad por milímetro cuadrado es mucho menor que en la haz, encontrándose 42 tricomas. Estas escamas se encuentran sumergidas en el agua del depósito basal y también presentan función absorbente y sensibilidad a los cambios de contenido hídrico. Se localizan en esta área pocos estomas pero siempre descubiertos. En la zona superior del envés se registran 24 escamas por milímetro cuadrado, alternando con los estomas en las zonas intercostales, siendo su número mucho más reducido que en la parte ba-

sal. Presentan el mismo plan estructural que las anteriores. Cada escama cubre 2 ó 3 estomas. La cúpula alcanza en esta zona hasta 164 μm de diámetro, lo que demuestra que la variación en dimensiones y detalles estructurales se da en *A. mexicana* dentro de una misma hoja, fenómeno no encontrado en *H. glomerata*.

Los estomas están restringidos al envés y varían en número inverso a las escamas. En la parte inferior hay un promedio de 2 a 2.5 estomas por milímetro cuadrado, cifra mucho más reducida que en la otra especie estudiada. Aparecen sin ningún orden alternando con las escamas, mientras que en la parte superior están reducidos a las áreas intercostales, igual que las escamas. El número promedio en la parte superior es de 62 estomas por milímetro cuadrado. Su distribución no es regular. La relación estoma/tricoma en la parte superior es de 2.5:1 y en la parte inferior 0.07:1. Los estomas de esta especie son de mayor tamaño que en la anterior. Las células oclusivas son reniformes, tienen cloroplastos y están cuticularizadas. Su longitud es de 40 a 42 μm . Cuatro células acompañantes, 2 terminales cortas y 2 laterales angostas rodean las oclusivas. Las células vecinas presentan alguna modificación (Fig. 2A). Las células oclusivas están hundidas y tienen un borde exterior de cutícula, que limita la cavidad frontal encima del poro; igual que en *H. glomerata*, se encuentran arqueadas y elevadas en el plano de la abertura, debido a la acción de las células acompañantes laterales y terminales (Fig. 2B). Las células subestomatales tienen lóbulos pronunciados en sus extremos polares que presionan bajo las oclusivas, reduciendo la cámara subestomática. Las paredes de estas células se adelgazan hacia los lóbulos. Las células vecinas y acompañantes terminales están más hundidas que las epidérmicas comunes y sus paredes son gruesas y cutinizadas. La diferencia de nivel de la cúspide de la costilla a la depresión intercostal que aloja el estoma es de 24 μm . Las dimensiones de la cripta estomática, en corte transversal, son de 124 μm de largo por 60 μm de ancho.

La lámina foliar en corte transversal muestra, bajo las dos epidermis, una hipodermis definida. Luego en la haz, aparece un tejido de color claro que sirve de parénquima acuífero y que ocupa las zonas costales e intercostales. Alternando con él aparecen bandas de células más pequeñas que forman el clorénquima. El tejido acuífero se interrumpe para dar lugar al parénquima estrellado. Las células de este último se destruyen fácilmente y dan lugar a la formación de grandes espacios de aire. A los lados de este parénquima estrellado encontramos clorénquima y entre 2 bandas de clorénquima hay un haz.

La hipodermis adaxial se diferencia como una capa esclerótica de una célula de grosor, continua, de paredes muy gruesas, con grupos de células cortas entre las cuales se insertan las bases de los tricomas (Fig. 2D). La capa esclerótica abaxial tiene un desarrollo similar y se interrumpe en las zonas intercostales para dar espacio a los tricomas y a los estomas. En dichas zonas las células escleróticas se acortan y se adelgazan sus paredes. Este tejido llega hasta el margen de la hoja, en la haz y en el envés, prolongándose dentro de los agujones. Las esclereidas de la zona adaxial tienen 18 μm de alto y 14 μm de ancho vistas en corte transversal. Las del envés miden 12 μm de alto por 10 μm de ancho, acortándose en las zonas intercostales.

Al igual que en *H. glomerata*, el parénquima acuífero está formado por las capas internas de la hipodermis, de naturaleza parenquimatosa. Son células grandes, redondeadas y de paredes muy delgadas. Contienen mucílago y algunas inmediatas a la capa esclerótica tienen vacuolas muy grandes (Fig. 2F).

Este tejido se encuentra desarrollado en las bases de las hojas y en la parte media de la hoja. Ocupa una posición que coincide con las costillas. Su altura promedio es de 60 μm en corte transversal; el ancho promedio es de 156 μm . En el envés la zona acuífera es más reducida, pero su estructura es similar a la de la haz. Tanto adaxial como abaxialmente, estas bandas de parénquima acuífero alternan con pequeñas zonas de clorénquima.

El clorénquima no presenta arreglo de células en empalizada. Las células son redondeadas, de paredes finas y contienen pocos cloroplastos. Su diámetro es de 28 a 30 μm en las cercanías del haz y de 43 a 45 μm cerca del aerénquima.

Las bandas de clorénquima alternan con el parénquima acuífero (Fig. 2H). A los lados de los haces vasculares también encontramos clorénquima costal, mejor definido, con mayor número de cloroplastos. En el envés, las zonas de clorénquima alternan con parénquima acuífero. El clorénquima está casi ausente en la base foliar.

El aerénquima ocupa los espacios intercostales y se encuentra rodeado a lo largo por clorénquima costal y por parénquima acuífero en sus extremos distal y proximal (Fig. 2H). Está constituido por parénquima estrellado y las células tienen ramificaciones cortas y desiguales (Fig. 2E). Las paredes celulares son delgadas, el citoplasma muestra una gran vacuola y hay muchas inclusiones. En algunas zonas el tejido se rompe dejando grandes espacios intercelulares. Este tejido ocupa sectores que en corte transversal alcanzan 236 μm de ancho por 240 μm de largo.

El espacio comprendido entre dos haces es de 460 μm . En corte transversal, el orden de tejidos dentro de la hoja es el siguiente: haz mayor, clorénquima costal, aerénquima, clorénquima costal, haz mayor (Fig. 2H). En los extremos se producen algunas alteraciones del orden.

Como en *H. glomerata*, los haces vasculares están rodeados por una vaina esclerenquimatosa cuyas células muestran forma hexagonal en corte transversal. La capa que rodea el haz es más lignificada que las células externas de la vaina, las cuales forman prolongaciones hacia el haz y el envés. Las prolongaciones de los haces mayores, hacia la superficie adaxial, alcanzan 96 μm de largo por 81 μm de ancho, mientras que en los haces menores alcanzan 128 μm de largo por 48 μm de ancho en corte transversal. Hacia el envés, las prolongaciones miden 48 μm de ancho por 52 μm de largo en los haces mayores y 112 μm de largo por 26 μm de ancho en los menores.

El xilema muestra 4 ó 5 elementos traqueales con engrosamientos secundarios de tipo helicoidal. En general, aparecen 2 elementos más anchos que corresponden al metaxilema y 2 más angostos del protoxilema. El parénquima xilemático posee células isodiamétricas pequeñas. El floema es difícil de distinguir. Separando el xilema y el floema aparecen 2 filas de esclerenquima.

DISCUSION

H. glomerata y *A. mexicana* muestran amplias variaciones en las estructuras foliares. Esto sugiere un mismo plan básico en estructura que se modifica independientemente, para adaptarse a un hábitaculo diferente, específico, pero con un rasgo común, la escasez de agua en el medio, ya que aunque *A. mexicana* habita zonas de elevada precipitación su hábitaculo es xerófito.

En ambas la epidermis adaxial es uniforme, por lo regular, y la epidermis abaxial con costillas, más conspicuas en *H. glomerata*; la hipodermis es esclerotizada adaxial y abaxialmente en sus capas externas, para constituir el parénquima acuífero, mucho más especializado en *H. glomerata* y restringido a la parte adaxial, fenómeno no observado en *A. mexicana*. El tejido esclerótico de la hipodermis parece reforzar la función mecánica de la epidermis en las dos especies, siendo más marcada en *H. glomerata*.

El clorénquima es bastante difuso y mal definido en las dos especies; ocupa los costados de los haces y algunas capas adaxiales y abaxiales en *A. mexicana*, mientras en *H. glomerata*, aparte de los cordones intercostales, sólo se encuentran unas capas de células clorocromáticas en la superficie abaxial. Sin embargo, el número de cloroplastos observables es mayor en la última especie.

El aerénquima es de brazos más cortos en *A. mexicana*. En ambas plantas los haces vasculares son pequeños aunque más angostos y reducidos en *A. mexicana*. Las vainas escleróticas son semejantes, pero difieren en la magnitud de las prolongaciones de la vaina, las cuales son de mayor talla en *A. mexicana*. La secuencia de los haces mayores y menores varía en cada especie. Los engrosamientos secundarios helicoidales en los elementos traqueales del xilema primario son característicos en órganos que completan su desarrollo después de diferenciado el xilema. Como es sabido, durante la maduración de los elementos traqueales, las hidrolasas atacan las áreas de pared primaria que no están cubiertas por capas lignificadas de pared secundaria. Las paredes son parcialmente digeridas y los componentes no celulósicos removidos. Dichas áreas quedan constituidas sólo por una fina red de microfibrillas celulósicas (O'BRIEN, 17). En elementos con engrosamientos secundarios del tipo descrito, grandes áreas de pared permanecen absolutamente permeables. Si este tipo de pared facilita el paso hacia afuera y hacia adentro del elemento traqueal, es un aspecto no conocido. Parece interesante investigar si este tipo de ornamentación, además de permitir una rápida elongación del elemento durante el desarrollo de la hoja, está involucrado en una conducción a mayor velocidad y en mayor cantidad hacia adentro y hacia afuera de los elementos traqueales. Desde luego, hay que considerar también las células parenquimáticas circundantes, las que obviamente están implicadas en el proceso.

Ambas plantas presentan mucho esclerénquima en las hojas. *A. mexicana* además posee bandas fibrosas extra-fasciculares. De acuerdo con ARENS (2), esta tendencia a esclerotizar los tejidos aumenta conforme disminuye la disponibilidad de nitrógeno. La coloración variegada de *A. mexicana* y el descoloramiento de sus hojas en la porción basal, sugiere que esta especie tiene menor

disponibilidad de nitrógeno que la especie terrestre. Este fenómeno parece lógico en una planta epífita de raíces fijadoras y poco o nada absorbentes. Los agujeros en los márgenes de las hojas indican crecimiento en condiciones de sequía real o fisiológica (COLLINS, 6).

Las modificaciones epidérmicas en ambas plantas representan la característica más conspicua. Nunca aparecen estomas en la superficie adaxial. De acuerdo con HEATH y MANSFIELD (11), pertenecen al grupo de plantas hipostomatosas, que se caracterizan por restringir los estomas a la superficie abaxial. *H. glomerata* presenta un número de estomas 4.3 veces mayor en la parte superior del envés que en la parte inferior del mismo. Esta cifra varía en *A. mexicana* para la cual la relación se eleva a 30 veces, pues su número de estomas en la parte inferior es muy bajo (Cuadro 1).

Si se compara el número de estomas en ambas especies, se observa que *H. glomerata* tiene mayor transpiración estomatal que *A. mexicana*, pero aún no se ha tomado en cuenta el tamaño de la abertura estomática. La longitud de las células estomáticas de *A. mexicana* casi duplica la de las células oclusivas de *H. glomerata* (Cuadro 1). Así, el diámetro del ostiolo de *A. mexicana* es de mayor tamaño. De acuerdo con BROWN y ESCOMBE (5), la difusión por un poro circular pequeño es más aproximada, proporcionalmente al perímetro o al diámetro del poro que a su área. En las dos plantas, el vapor de agua expulsado vía estoma se va concentrando de modo creciente sobre la superficie de evaporación, con lo cual el gradiente de presión de vapor por área va disminuyendo. Esto afecta la velocidad de difusión que se reduce también, localizándose luego sólo una pequeña "difusión de borde".

En un estoma de poro pequeño el efecto de borde es mucho más importante, puesto que el perímetro de la superficie aumenta cuando ésta se hace progresivamente más pequeña. Así, se presume que la transpiración de borde en *H. glomerata* es mucho mayor que en *A. mexicana*, no sólo por el mayor número de estomas sino también por la talla de los mismos (Cuadro 1).

Observaciones realizadas por COUTINHO (7) demostraron que la transpiración en epífitas nidulares se efectúa en la madrugada de, 4 a 6 AM generalmente, reduciéndose mucho al poco tiempo de iniciada. Este efecto, posiblemente, se debe a la disminución de la gradiente de presión de vapor, limitándose la transpiración en esta etapa al efecto de borde. De acuerdo con la posición que ocupan los estomas en la superficie de la hoja, la saturación de la superficie de evaporación se efectúa muy rápidamente, pues las escamas que los cubren forman una malla que impide la difusión de vapor. Luego, según Coutinho, la transpiración aumenta de nuevo a los pocos minutos, compensándose el déficit anterior en cierta medida. Se supone que este ascenso se debe al funcionamiento combinado de los estomas y los tricomas, pero este aspecto será discutido más adelante.

También es notable el menor tamaño de las criptas estomáticas en *H. glomerata* y el mayor hundimiento de los estomas en las depresiones de la superficie abaxial. La distancia de la sima intercostal, en la que también están las

Número y dimensiones de los estomas y escamas de *H. glomerata* y *A. mexicana*

Datos de las especies		Superficie			
		Adaxial superior	Adaxial inferior	Abaxial superior	Abaxial inferior
No. de escamas por mm ²	<i>H. glomerata</i>	—	—	120	28
	<i>A. mexicana</i>	—	—	62	20
Long. de las células estomáticas (μm)	<i>H. glomerata</i>	—	—	24 - 26	24 - 26
	<i>A. mexicana</i>	—	—	40 - 42	40 - 42
Profundidad del estoma (μm)	<i>H. glomerata</i>	—	—	60 - 62	60 - 62
	<i>A. mexicana</i>	—	—	24 - 25	24 - 25
Ancho de la cripta estomática (μm)	<i>H. glomerata</i>	—	—	27 - 28	27 - 28
	<i>A. mexicana</i>	—	—	60 - 61	60 - 61
Largo de la cripta estomática (μm)	<i>H. glomerata</i>	—	—	51 - 52	51 - 52
	<i>A. mexicana</i>	—	—	124 - 126	124 - 126
No. de estomas por mm ²	<i>H. glomerata</i>	3 - 4	6 - 7	20 - 21	25 - 26
	<i>A. mexicana</i>	22 - 23	64 - 65	24 - 25	42 - 43
Diámetro de la cúpula del tricoma (μm)	<i>H. glomerata</i>	36 - 40	36 - 40	36 - 40	36 - 40
	<i>A. mexicana</i>	160 - 172	170 - 182	164 - 165	220 - 221
Grosor de la cutícula (μm)	<i>H. glomerata</i>	14 - 16	14 - 16	18 - 20	18 - 20
	<i>A. mexicana</i>	5 - 6	5 - 6	5 - 6	5 - 6
Relación estoma/tricoma	<i>H. glomerata</i>	0	●	6.0:1	1.4:1
	<i>A. mexicana</i>	0	0	2.5:1	0.07:1

escamas, a la cúpula o cima de la costilla hace que el área cubierta por las cabezas de los tricomas sea mayor que en *A. mexicana*, lo cual compensa en parte la rapidez con que saturan ese espacio los estomas de *H. glomerata*, dado su mayor perímetro.

La especialización estructural estomática es mayor en *A. mexicana*, pues además del borde exterior de cutícula y el arqueamiento de las células oclusivas y subsidiarias, presenta modificadas las células subestomáticas, cuyos lóbulos extendidos hacia el interior de la cripta estomática constituyen el primer obstáculo para la salida de vapor. Es notable también el borde cuticular de las células epidérmicas laterales de las costillas, el cual obstaculiza la salida de vapor, ya restringida por las anteriores barreras. Sin embargo, no todas las células epidérmicas cercanas a la cima donde se localiza el estoma muestran estos salientes cuticulares.

A. mexicana presenta mayor número de tricomas que *H. glomerata* en la superficie adaxial, siendo más marcada la diferencia en la parte inferior (Cuadro 1). También las cúpulas de los mismos son mayores en esta especie. En el envés, parte superior, las dos especies muestran un número similar de tricomas por milímetro cuadrado (Cuadro 1). *H. glomerata* mantiene este número en la parte inferior mientras que *A. mexicana* lo duplica. Estos tricomas, que semejan un cono invertido de células, presentan la mayoría de las células de la cúpula muertas y no muy cuticularizadas. El tallo y la base están constituidas de células vivas, estructuralmente muy finas y con plasmodesmos conspicuos en las paredes comunes. Su función es la absorción y el transporte del agua retenida en las células muertas de la cúpula y sus alrededores hasta el tejido parenquimático de almacenamiento.

Cuando hay sequía, las células de la cúpula forman una barrera impermeable. Cuando llueve, imbiben agua, pasando ésta al tallo, el cual entra en un período de turgencia y se eleva, levantando la malla formada por las cúpulas. Entonces el agua penetra resbalando por capilaridad sobre la cutícula de las costillas y se almacena en los alrededores de las células del tallo, las cuales son hidrofílicas (MARTIN y JUNIPER, 15). El agua es absorbida por el tricoma y transportada hasta el interior de la hoja. Según Martin y Juniper, los plasmodesmos juegan un papel importante en este transporte. Es muy posible que los ectodesmos presentes en las paredes epidérmicas absorban parte del agua depositada en las depresiones de las zonas intercostales y que la cutícula en estas plantas sea hemihidrofílica. Según FRANKE (10), los ectodesmos están involucrados en las funciones de secreción y absorción foliares.

Aunque cabe llamar absorbentes las escamas de las dos plantas, se establecen dos categorías para *A. mexicana*, llamando absorbentes sólo las escamas de la parte inferior de la haz y del envés. Las escamas simples están en la parte aérea de la hoja, en tanto que las escamas absorbentes se encuentran invariablemente sumergidas en el agua acumulada entre las bases foliares y pueden absorber del depósito en forma directa.

En *H. glomerata*, en que las escamas son de color gris claro, casi blancas, cubiertas de sales carbonatadas, quizá además de absorber agua tomen parte

en la excreción de sales, durante etapas tempranas, lo que no es extraño dada su condición halófila. Otra función específica es disminuir las radiaciones visibles y ultravioleta que pasarían a los tejidos. En el desierto la capa de pelos blancos refleja más luz visible pero no necesariamente más luz infrarroja, la que puede decrecer hasta un 50%, de acuerdo con las experiencias de MARTIN y JUNIPER (15). Sin embargo, no deja de extrañar que la mayoría de los tricomas grises de *H. glomerata* se encuentre en el envés. A esto se añade que la curvatura de sus hojas hacia adentro y hacia abajo reduce aún más la posibilidad de que funcionen como control de radiaciones. La excreción de sales vía tricoma ha sido demostrada en algunas plantas. Cabe mencionar al respecto el estudio de OSMOND *et al.* (18) en *Atriplex*. Es por ello que estos tricomas grises, cubiertos de sales y situados en el envés, parecen ser excretorios.

En el envés de *H. glomerata* y la parte superior abaxial de *A. mexicana*, más importante que la absorción de agua es el control de la transpiración estomática. De acuerdo con nuestras observaciones y la literatura citada al respecto, se formula el siguiente mecanismo de los tricomas en relación al control de la transpiración en esas áreas: cuando los estomas se abren y se inicia el proceso transpiratorio, se alcanza un nivel de transpiración muy alto que a los pocos minutos se reduce en más de un 70% (7). En ese momento, la transpiración está reducida al efecto de borde. El agua que satura el microambiente comprendido entre la cutícula epidérmica y la malla pilosa formada por la cúpula de los tricomas, comienza a penetrar a las células de la cúpula y del tallo, las que alcanzada su turgescencia, inician el transporte de agua hacia el parénquima. Al disminuir la saturación del microambiente, gracias a la actuación de las escamas y los ectodesmos, el estoma se abre y comienza a transpirar más (Fig. 3).

Se debe considerar también la elevación de las cúpulas de las escamas al estar turgentes los tallos, pues al separarse de las costillas o de la superficie epidérmica, dejan un espacio por el cual escapa parte del vapor y gases. Esta pérdida es tolerable en ese momento y la abertura permite el ingreso de CO₂ al mesófilo en momentos en que se puede aprovechar. Al cesar la transpiración y cerrarse los estomas, las escamas lentamente comienzan a perder agua que pasa a los tejidos de la hoja. Se encogen las células del tallo y las cúpulas descansan de nuevo sobre las costillas formando la malla impermeable.

Es muy posible que, dadas las pocas horas que transpira la planta y la poca agua perdida, las escamas puedan reponer ese déficit hídrico durante el resto del día, ya sea absorbiendo agua de lluvia o el vapor de la atmósfera. En el caso de *H. glomerata* puede haber absorción radical. Esta es muy baja, ya que la planta vive en áreas cuya precipitación anual es de 270 a 500 mm³. De 7 a 11 meses son secos, aunque pueden pasar hasta 18 meses sin que llueva en forma apreciable (RZEDOWSKI, 24). En *A. mexicana* aunque la absorción radical es mínima, puede suplirse el agua aprovechando la depositada en las bases foliares. Lo que importa en estas plantas no es pues el nivel transpiratorio, sino el equilibrio transpiración/absorción, para que el contenido hídrico sea estable.

En cuanto a los tricomas denominados absorbentes y localizados en la zona inferior de la haz y el envés de las hojas de *A. mexicana*, parece que además

de absorber agua absorben sustancias nutritivas. Empleando colorantes y otras sustancias se ratificó que en efecto las sustancias disueltas en el depósito de agua pueden localizarse más tarde en los tejidos.

Un problema involucrado en la absorción foliar es el paso de sustancias hidrofílicas del exterior al interior a través de la cutícula, la pared celular y el plasmalema. La penetración de las mismas, vía estoma, no soluciona el problema debido a que la cutícula interna circunda la cavidad subestomática. Sin embargo, se ha comprobado experimentalmente la penetración foliar de sustancias, incluso a través de la superficie adaxial que carece de estomas en la mayoría de las plantas (10).

Es aceptado que la cutina es una sustancia formada por polimerización y condensación de ácidos grasos (C_{18} con numerosos $OH-$, sintetizados en el citoplasma. Las distancias entre las cadenas de hidroxiácidos dentro de las unidades de cutina y de las macromoléculas mismas producen espacios intermoleculares, que son áreas de paso convenientes para pequeñas moléculas. Podemos suponer que los espacios mayores se relacionen con la penetración de moléculas mayores.

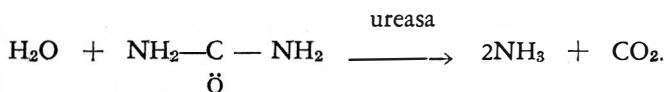
La penetración es afectada no sólo por espacios intermoleculares, sino también por fuerzas intermoleculares y cargas de grupos polares entre las macromoléculas de cutina. La cutina contiene grupos hidrofílicos ($OH-$ y $COOH-$) y lipofílicos ($CH_2=$ y CH_3-). Debe ser entonces una sustancia semihidrofílica, lo que explica su hidratación y la imbibición de sustancias (10).

La pared celular presenta espacios de 100Å entre las microfibrillas, que son fácilmente penetradas por grandes moléculas, y espacios de 10Å entre fibrillas elementales, que pueden ser penetrados por iones y agua. Las propiedades hidrofílicas de la pared celular están basadas en los grupos $OH-$ de la hemicelulosa, celulosa y sustancias pécticas y en los grupos carboxilo de las pectinas y algunas hemicelulosas.

Los espacios del plasmalema son muy pequeños y ofrecen la posibilidad de penetración física sólo a moléculas de agua y otras moléculas de tamaño similar o menor. Las otras moléculas que penetran la cutícula y la pared, al principio son sólo adsorbidas a la superficie de la membrana y para su entrada a la célula es necesario un proceso activo que requiere energía metabólica. El paso de célula a célula es luego facilitado por los plasmodesmos.

PICADO (19) sugirió que existan enzimas digestivas en el mucílago foliar que ayudan a aprovechar las sustancias acumuladas en el depósito de agua de las bases de las hojas y BENZING (4) planteó la hipótesis del aprovechamiento de nitrógeno de la urea y otros desechos nitrogenados, aportados al agua del depósito por artrópodos y vertebrados que visitan la planta. Cabe recordar que el parénquima acuífero contiene mucho mucílago y vacuolas de gran tamaño. El mucílago está asociado con la retención de agua, pero eso no excluye que pueda contener enzimas. Las vacuolas son consideradas estructuras digestivas, en muchos casos actuando como grandes lisosomas. Muchas plantas pueden

aprovechar el nitrógeno en forma de urea que se deposita en sus hojas (*Coffea arabica*) por lo que no sería extraordinario que las plantas como *A. mexicana* y otras bromeliáceas produjesen ureasa, desdoblando la molécula de urea según la siguiente ecuación:



Obtendrían así moléculas de NH_3 a expensas de moléculas de urea.

En muchas plantas la urea puede penetrar la "membrana cuticular" sin ser modificada, con una velocidad más alta que la esperada por simple difusión. El examen de este fenómeno mostró que la urea incrementa la permeabilidad de la cutícula por sí misma (y por sustancias añadidas, si se emplean como en los abonos), debido a cambios en los enlaces éster, y éter y diéter entre las macromoléculas de cutina (10). Estos cambios requieren la presencia de enzimas.

PICADO (19) llama pantano aéreo al depósito basal de agua y al conjunto de organismos que en él habitan. Cianofíceas y bacterias pueden estar presentes en ese sistema. RUINEN (23), encontró bacterias fijadoras de nitrógeno, como *Azotobacter* y *Beijerinckia* en sistemas semejantes. La presencia de estos organismos es importante, pues el nitrógeno que transforman a la forma amoniacal podría ser aprovechado por la planta vía estoma.

Se ha discutido mucho sobre la relación entre el grosor cuticular de las xerófitas y otras plantas y el control de la transpiración cuticular. Muchas de ellas como *A. mexicana* tienen cutícula relativamente delgada por lo que no se puede considerar el grosor cuticular como una adaptación para el control transpiratorio. Según KAMP (12), la pérdida de agua no está relacionada con el grosor de la cutícula, sino con su estructura y composición química. PIENIAZAEK (20), estudiando la cutícula al microscopio electrónico, tampoco encontró relación entre el grosor cuticular y la transpiración, pero observó que las superficies cuticulares burdas, de capa cerosa desorganizada, aumentan la transpiración cuticular. SCHIEFERSTEIN y LOOMIS (25) creen que existe una relación estrecha entre la adaptación xeromórfica y el aumento de la superficie cerosa foliar y sugieren que la cera subcuticular es el factor más importante para las plantas de los lugares áridos. También regula el intercambio gaseoso, pudiendo ser casi impermeable al agua pero permeable a los gases. MARTIN y JUNIPER (15) señalan que la penetración y salida de agua por vía cuticular no tiene gran importancia y que el contenido de cera es una barrera muy grande para su paso por ser hidrofóbica. Sin embargo FRANKE (10) opina que el paso de sustancias puede ser considerable aunque la salida es mucho menor que la entrada. La estructura química de la cutícula tampoco permite considerarla hidrofóbica. Parece pues, que la cera cuticular es la barrera mayor en la cutícula. *H. glomerata* muestra más cera cuticular. En plantas de desierto, la cera reduce las radiaciones visibles. *A. mexicana*, habitante de la selva tropical húmeda, no necesita ese control.

El grosor de la cutícula parece relacionado con la termorregulación foliar.

Esto explicaría el mayor grosor cuticular presente en *H. glomerata*, expuesta a temperaturas variables y a veces altas.

De acuerdo con SLATYER (27), las vías cuticulares y estomatales son paralelas y la resistencia para que pase vapor a través de ellas puede representarse así:

$$\frac{1}{R_1} = \frac{1}{r_c} + \frac{1}{r_s} \quad \text{donde } R_1 \text{ es la resistencia de la}$$

capa superficial a la pérdida de agua y r_c y r_s son la resistencia cuticular y estomática respectivamente.

En *H. glomerata* y *A. mexicana*, en especial en la primera, dado el grosor cuticular y el contenido de cera, añadidos a la especialización estomática, r_c y r_s son sustanciales por lo que R_1 tiene un valor muy alto y la pérdida de agua es muy poca. El mismo autor añade que la resistencia cuticular puede ser dada en cuanto a sus constituyentes, de la misma forma:

$$R_C = r_e + r_c + r_{cl} + r_w, \quad \text{donde } R_C \text{ es la resistencia cuticular; } r_e, \text{ la resistencia de las paredes de las células epidérmicas; } r_c \text{ la capa cutinizada; } r_{cl}, \text{ la capa cuticularizada y } r_w \text{ la cera epicuticular.}$$

De acuerdo con la nueva igualdad, la resistencia cuticular es mayor en *H. glomerata*, pues su contenido ceroso, su grosor cuticular y su contenido cutíneo son mayores que en *A. mexicana*.

La especialización foliar de estas plantas, que les permite adaptarse a hábitáculos adversos, muestra como a través de su filogenia se han efectuado cambios en su ontogenia, dando como resultado estructuras anatómicas y morfológicas capaces de variar para favorecer procesos fisiológicos que han permitido el establecimiento de estas especies en hábitáculos aparentemente tan difíciles.

AGRADECIMIENTOS

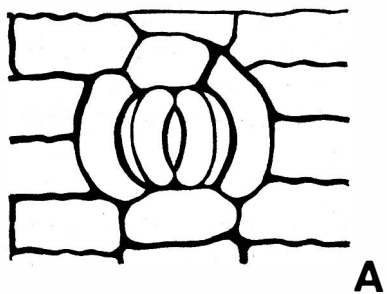
La autora desea dejar constancia de su profundo agradecimiento al Dr. Javier Valdés G., Director del Jardín Botánico de la Universidad Nacional Autónoma de México y guía de esta investigación; al Dr. Rafael L. Rodríguez C., Prof. Leonelo Oviedo S., Dr. Luis A. Fournier O., Dr. Jorge Jiménez J., M. Sc. José F. Carvajal C. y M. Sc. Carlos Villalobos S., profesores de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, por las sugerencias y revisión del manuscrito original, así como por el estímulo brindado en todo momento; al Dr. Carlos Beutelspacher y al M. Sc. Francisco González M. por su colaboración en la colecta de material; al Dr. A. Gómez Pompa, Di-

rector del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Dr. Ramón Riba y Nava Esparza, director del Herbario de dicho Instituto, por las facilidades para consultar la Biblioteca de Botánica y el Herbario; y al Sr. Armando Butanda, por su ayuda en la revisión bibliográfica.

REFERENCIAS

1. ANDRÉ, E.
1889. *Description et histoire des Broméliacées*. G. Maisson, París. 40 pp.
2. ARENS, K.
1956. Considerações sobre as causas do xeromorfismo foliar. *Bol. Fac. Filos. Univ. São Paulo, Bot.*, 13: 25-53.
3. BEER, J. G.
1854. Versuch einer Eintheilung der Familie der Bromeliaceen nach deren Bluethenstand. *Oesterr. Bot. Wochenbl.*, 4: 157-160.
4. BENZING, D. H.
1970. An investigation of two bromeliad myrmecophytes: *Tillandsia butzii* y *T. caputmedusae* E. Morren and their ants. *Bull. Torrey Bot. Club*, 97: 109-115.
5. BROWN, H. T., & F. ESCOMBE
1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation of plants. *Philos. Trans. Ser. B.*, 193: 223-228.
6. COLLINS, J. L.
1960. *The pineapple*. Interscience Publ., New York. 294 pp.
7. COUTINHO, L. M.
1959. Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata pluvial tropical. *Bol. Fac. Filos. Univ. São Paulo, Bot.*, 16: 1-219.
8. CHEVALIER, CH.
1935. Les Broméliacées-Aechmeinées. *Bull. Soc. Natl. Hort. France*, 6: 190-208.

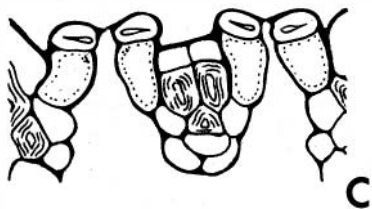
Fig. 1. Diagramas de las diferentes estructuras y tejidos en la hoja de *H. glomerata*. 1A, vista frontal del estoma, superficie abaxial; 1B, corte transversal de la lámina mostrando un estoma y células adyacentes; 1C, fusión de criptas estomáticas en dos estomas contiguos que se encuentran en un mismo plano; 1D, distribución de los estomas en las simas intercostales de la superficie abaxial; 1E, vista frontal de la cúpula de una escama; 1F, sección transversal de una escama peltada y tejidos circundantes; 1G, células del parénquima acuífero, mostrando la sinuosidad de sus paredes; 1H, células del parénquima estrellado, de brazos largos y anchos.



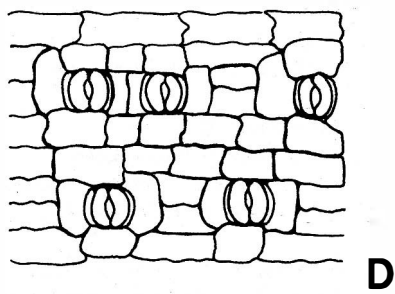
A



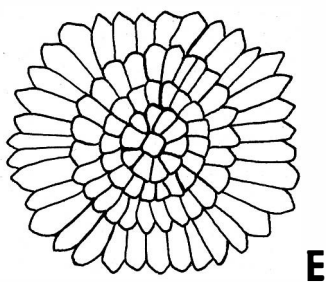
B



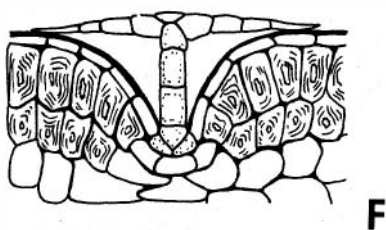
C



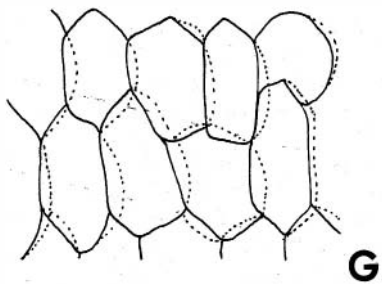
D



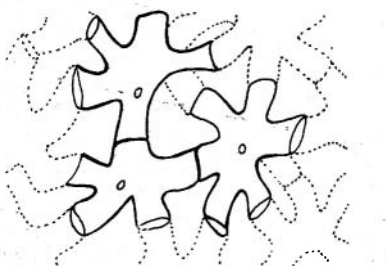
E



F



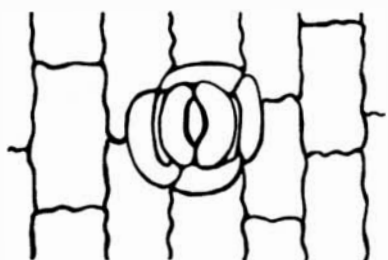
G



H

9. DUVAL, L.
1806. *Les Broméliacées*. J. Lamarre, Paris. 150 pp.
10. FRANKE, W.
1967. Mechanisms of foliar penetration of solutions. *Ann. Rev. Pl. Physiol.*, 18: 281-300.
11. HEATH, O. V., & T. A. MANSFIELD
1969. The movements of stomata in the physiology of plant growth and development. p. 303-331. In: M. Wilkins (ed.), *The physiology of plants*. McGraw-Hill, Londres.
12. KAMP, E.
1930. Die Bromeliaceen. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 72: 403-428.
13. KOCK, E.
1858. Die Bromeliaceen mit dreitheilige Kapseln. *Allg. Gärtnerztg.* 26: 265-300.
14. LINSBAUER, K.
1911. Zür physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchluftungsapparates der Bromeliaceen. *Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl., Abt. 1*, 120: 319-348.
15. MARTIN, J. T., & B. E. JUNIPER
1970. *The cuticle of plants*. Arnold, London. 347 pp.

Fig. 2. Diagramas de las diferentes estructuras y tejidos de la hoja de *A. mexicana* y esquema de la distribución de tejidos en las hojas de *H. Glomerata* y *A. mexicana*. 2A, estoma de la superficie abaxial en vista superficial y células epidérmicas normales; 2B, corte transversal del estoma, mostrando la modificación de las células subestomatales; 2C, corte longitudinal del tricoma. Obsérvese la disposición de las células circundantes; 2D, vista superficial de la distribución del esclerénquima hipodérmico en las zonas intercostales. La cavidad central corresponde al espacio ocupado por una escama desprendida; 2E, células parenquimatosas que constituyen el aerénquima; 2F, células del parénquima acuífero; 2G, esquema de la distribución de tejidos en la hoja de *H. glomerata*, 1, cutícula adaxial; 2, epidermis adaxial; 3, hipodermis adaxial esclerotizada; 4, parénquima acuífero; 5, clorénquima; 6, aerénquima; 7, parénquima; 8, hipodermis abaxial esclerotizada; 9, epidermis abaxial; 10 cutícula abaxial. 2H, esquema de la distribución de tejidos en la hoja de *A. mexicana*; 1, cutícula adaxial; 2, epidermis adaxial; 3, hipodermis adaxial esclerotizada; 4, parénquima acuífero; 5, aerénquima; 6, haz vascular mayor; 7, clorénquima; 8, fibras extra-fasciculares; 9, hipodermis abaxial esclerotizada; 10, epidermis abaxial; 11, cutícula abaxial.



A



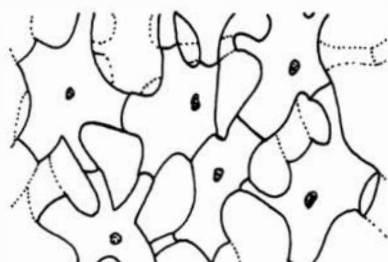
B



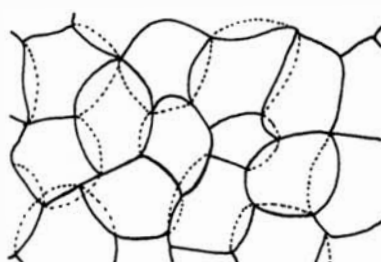
C



D



E



F



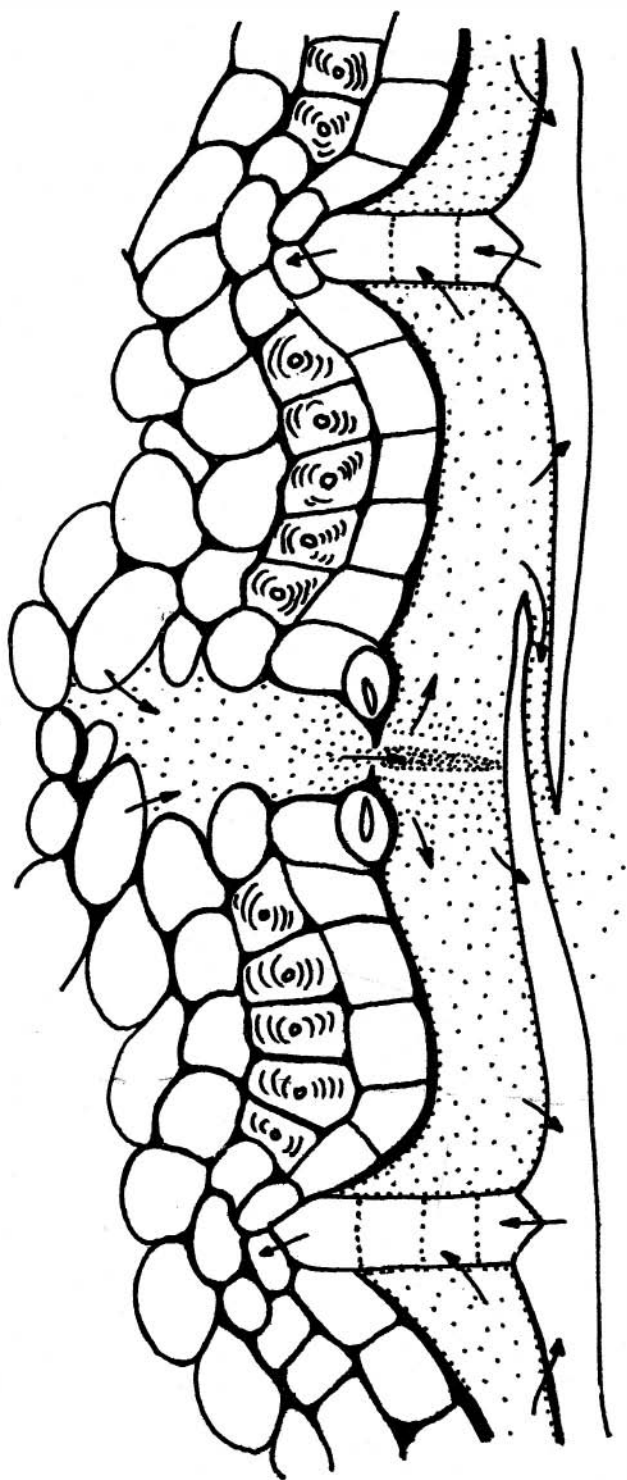
G



H

16. MEZ, C.
1896. Bromeliaceae, p. 702-742. In: C. De Candolle, (ed.), *Monographiae Phanerogamarum*, IX. Masson et Cie., Paris. 1028 pp.
17. O'BRIEN, T. P.
1970. Further observations on hydrolisis of the cell wall in the xylem. *Protoplasma*, 69: 1-14.
18. OSMOND, C. B., U. LUTTGE, K. R. WEST, C. K. PALLAGHY, B. SHACHER-HILL
1969. Ion absorption in *Atriplex* leaf tissue II. Secretion of ions to epidermal bladders. *Austral. J. Biol. Sci.*, 22: 797-814.
19. PICADO, C.
1913. *Sur les Broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique*. Thèse doctoral. Université de Paris, France.
20. PIENIAZAEK, S. A.
1944. Physical characters of the skin in relation to apple fruit transpiration. *Pl. Physiol., Lancaster*, 19: 529-536.
21. PITTENDRIGH, C. S.
1948. The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I. The bromeliad flora. *Evolución*, 2: 58-59.
22. ROBINSON, H.
1969. A monograph on foliar anatomy of the genera *Connellia*, *Cottendorfia* and *Navia* (Bromeliaceae). *Smithsonian Contr. Bot.*, 2: 1-42.
23. RUINEN, J.
1956. The phyllosphere of leaves. *Nature*, 9: 177-220.
24. RZEDOWSKI, J.
1961. *Vegetación del Estado de San Luis Potosí*. Tesis doctoral. Instituto Politécnico Nacional, México.
25. SCHIEFERSTEIN, R. H., & W. E. LOOMIS
1959. Development of the cuticular layers in angiosperm leaves. *Amer. J. Bot.*, 46: 625-635.
26. SCHIMPER, E.
1894. Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. *Bot. Zbl.*, 17: 192-195.
27. SLATYER, R. O.
1967. *Plant-water relationships*. Academic Press, New York. 237 pp.

Fig. 3. Esquema explicativo del mecanismo propuesto para que *A. mexicana* y *H. glomerata* mantengan el equilibrio transpiración-absorción. Las flechas indican el sentido del movimiento de vapor de agua y otras sustancias. Los tricomas están turgentes y los tallos se han elevado separando las cúpulas.



28. SOLEREDER, H., & F. S. MEYER
1929. *Bromeliaceae, I. Systematische Anatomie der Monocotyledonen. IV.* Berlin.
129 pp.
29. TIETZE, M.
1906. Physiologische Bromeliaceen-studien. II. Die Entwicklung der wasserauf-
nehmenden Bromeliaceen-Trichome. *Naturwissenschaften*, 78: 1-51.
30. TOMLINSON, P. B.
1969. *Anatomy of Monocotyledons. III. Commelinales-Zingiberales.* Clarendon Press,
Oxford. 446 pp.